Vol. 3, No. 3 June 1, 1931

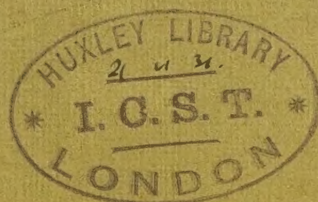
JOURNAL

OF THE

DEPARTMENT OF AGRICULTURE

KYUSHU IMPERIAL UNIVERSITY

FUKUOKA, JAPAN



KAWAGUCHI, Eisaku. Über den Dimorphismus der Epithelzellen im Mitteldarm der Seidenraupe (*Bombyx Mori* L.)



PUBLISHED BY THE UNIVERSITY

Journal of the Department of Agriculture, Kyushu Imperial University, Vol. 3, No. 3
June 1, 1931.

ÜBER DEN DIMORPHISMUS DER EPITHELZELLEN IM MITTELDARM DER SEIDENRAUPE (*BOMBYX MORI* L.)

Eisaku KAWAGUCHI

EINLEITUNG

In Bezug auf den histologischen Bau des Mitteldarms der Lepidopterenlarven liegt eine zahlreiche Literatur vor, zu der seit langem von verschiedenen Autoren Beiträge geliefert worden sind. Nichtdestoweniger gehen die Meinungen über einige Fragen noch immer auseinander, insbesondere über die Entstehung der Becherzellen und der Zylinderzellen (auch Calycocyten und Sphaerocyten nach DEEGENER genannt).

Die Frage geht, wie man neuerdings aus verschiedenen Angaben schliessen kann, in der Hauptsache darauf hinaus, ob die Becherzellen für eine besondere Art von Drüsenzellen ausser den Zylinderzellen zu halten sind[1] (dimorph), oder ob die Zylinderzellen ihren Inhalt entleeren und dabei zu Becherzellen sich umwandeln, die nach kurzer Zeit entweder zugrunde gehen und verschwinden[2] bzw. sich wieder zu funktionsfähigen Zylinderzellen erneuern[3] (homomorph).

Die vorliegende Arbeit wurde unternommen, um diese Frage, also ob die Zellen des Mitteldarmepithels homomorph oder dimorph sind, nach Möglichkeit aufzuklären.

---

1 Neuerste Angaben: TCHANG YUNG-TAI (1928 a, 1928 b, 1928 c, 1929 a, 1929 b.) HENSON (1929).

2 VERSON (1897-1898, 1905).

3 SHINODA (1926, 1927), BUCHMANN (1928).

Herrn Prof. Dr. TANAKA möchte ich hier nicht nur für die Anregung zu dieser Arbeit, sondern auch für den jederzeit bereitwilligst erteilten Rat meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Material und Methoden

Was das Material anbelangt, so bestand es aus sen Seidenraupen einer japanischen Bivoltine-Rasse, „*Nihonnischiki*." Die Darmkanäle von Larven wurden in allen Wachstumsperioden herauspräpariert und sofort mit CARNOYS Gemisch und CHAMPYS Flüssigkeit fixiert. Das Gemisch nach CHAMPY gab prägnante Bilder für den feineren Bau der Becherzellen. Zur Embryonenuntersuchung wurden die Eier jeden Tag zweimal auch mit CARNOYS Gemisch fixiert (24 Stunden lang) und sind unmittelbar nach der Fixierung geschält worden. Zur Konservierung der Materialien im Zustand der Häutung gelangten die Raupen während der ersten Häutung.

Seit ungefähr 34 Stunden vor der Häutung fressen die Raupen allmählich immer weniger und 20 Stunden vor dieser bleiben sie ganz ruhig auf ihrem Platz und hören auf zu fressen. Viele Examplare wurden von 34 Stunden an vor der Häutung bis zum Schluss in Abständen von je zwei Stunden konserviert. Im Alter von 24-30 Stunden machen sie die erste Häutung durch. Zum Hungerexperiment wurden die Raupen in der dritten Wachstumsperiode lange Zeit ohne Nahrungszufuhr bei 24°C gelassen und in Abständen von je 24 Stunden konserviert. Nach 24 Stunden Hungerns suchen sie sehr unruhig nach Futter und spinnen die Seide überall auf ihrem Platz ; aber schon 48 Stunden danach haben sie keine Lust mehr, nach Futter zu suchen. Nach 144-stündigem Hunger werden sie sehr mager und dann verhungert bald der grössere Teil der Raupen.

Geschnitten wurde 9 μ dick in Serien längs und quer nach Paraffineinbettung. Gefärbt wurde in der Hauptsache mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, EHRLICH und HEIDENHAIN und mit Eosin oder Kongorot (Doppelfärbung).

NORMALSTADIUM

Bevor ich zu meinen eigenen Befunden bei den Embryonen und bei den Raupen während der Häutung und des Hungerzustands übergehe, möchte ich die von verschiedenen Autoren gemachten Beobach-

tungen über die normalen Raupen angeben. Der Bau des Mitterdarmepithels der normal ernährten Lepidopterenraupen ist von vielen Autoren (HENSCHEN 1904, VERSON 1905, DEEGENER 1909, HASEMANN 1910, NEWCOMER 1915, FOA 1918, SHINODA 1926, 1927, TCHANG YUNG-TAI 1928, 1929, HENSON 1929) genau und eingehend untersucht worden. Ich schliesse mich daher hier der von ihnen gegebenen Beschreibung an und füge ausserdem meine eigenen Befunde bei den Seidenraupen hinzu.

Die histologischen Schnitte lassen erkennen, dass das Epithel des Mitteldarms aus zwei deutlich unterscheidbaren Zelltypen besteht : aus den Becherzellen und aus den mit einem Stäbchensaum versehenen Zylinderzellen (Abb. 1, 2).

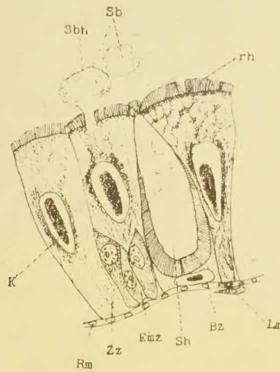


Abb. 1. Zellen aus dem vorderen Teil des Mitteldarmepithels. 34 Stunden vor der ersten Häutung.

Bz	Becherzelle ;	Rm	Ringmuskel ;
Emn	Epithelmutterzelle ;	Sb	Sekretblasen ;
K	Kern ;	Sbh	Sekretblasenhaut ;
Lm	Längsmuskel ;	Sh	Safthöhlung ;
rh	Stäbchensaum ;	Zz	Zylinderzelle.

Vergr. 320 : 1

Die beiderlei Zellen sind in den ersten Raupenstadien regelmässig gebaut, so dass die Darmwand sehr glatt ist. In dem vorderen Teil des Mitteldarms sind die Epithelzellen im allgemeinen viel kürzer und breiter und färben sich mit Farbstoffen viel stärker als diejenigen des hinteren Teils. Die Zylinderzellen der früheren Raupenstadien sind fast kubisch und haben einen verhältnismässig grossen Kern im Zentrum.

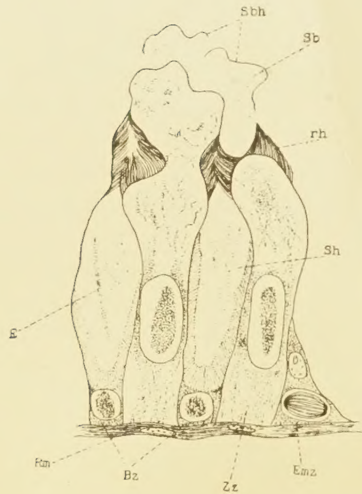


Abb. 2. Zellen aus dem hinteren Teil desselben Epithels
E Einschlüsse;
Die anderen Bezeichnungen wie Abb. 1.
Vergr. 320 : 1

Die Kerne sind oval, können aber auch ellipsoid oder oblong erscheinen. Sie sind mit Chromatinkörnchen gleichmässig gefüllt. Wir haben einen hellen Hof um das Kernchromatin beobachtet, den DEEGENER (1909) in seiner Arbeit über *Deilephila euphorbiae* als Ringhof bezeichnet. Dieser Ringhof kann nur ein durch CARNOYsche Flüssigkeit hervorgerufenes Kunstprodukt sein, wie BUCHMANN (1928) schon vermutet hat. Die Kerne liegen in den früheren Raupenstadien meistens in der Mitte der Zelle; in den späteren Raupenstadien sieht man sie aber oft an der Zelloberfläche oder ein wenig gegen die Basis verschoben infolge der unregelmässigen und mannigfaltigen Gestalt der betreffenden Zellen. Ihr Plasma, das basophil ist, ist von zahlreichen verschieden starken fadenartigen Granulationen durchzogen, die die Richtung von der Basis zur Zelloberfläche innehalten.

Solche Granula beobachtet man in besonders reichlicher Menge an den beiden Seiten des Kerns und zwischen der Zelloberfläche und den Kern. An der Oberfläche trägt die Zylinderzelle einen deutlichen Stäbchensaum mit einer Basalkörnerreihe und oft mit einer extracytärer an der Basis des Saums verlaufender Körnerreihe. Die Becherzellen erscheinen im allgemeinen in Gestalt von Flaschen, deren Boden an die

basale Membran stösst (Abb. 1 und 2). Die Kerne der Becherzellen sind flach-oval im vorderen Teil und rund im hinteren Teil. Sie liegen am Boden der flaschenförmigen Zellen und sind darum von sehr spärlichem basophilem Plasma umgeben. Den anderen, grösseren Teil der Zelle nimmt eine deutlich ausgebildete Höhlung ein, die den acidophilen Saft enthält. Darin sind oft granuläre oder stäbchenförmige Körper eingeschlossen (Abb. 2). An der inneren Seite trägt die Höhlung eine saumförmige Schicht, die dem Stäbchensaum ganz ähnlich ist. Diese Schicht ist nach Fixierung mit CHAMPYS Flüssigkeit sehr deutlich erkennbar. Wie die Becherzellen den Inhalt der Höhlung ins Darmlumen entleeren, oder ob sie sich in selber Weise verhalten wie DEEGENER (1909) bei *Deilephila euphorbiae* beobachtet hat, konnte ich nicht feststellen.

Die Sekretionserscheinungen der Zylinderzellen bei den normalen Raupen stimmen fast in allen Punkten mit den Beobachtungen überein, die VAN GEHUCHTEN (1890), DEEGENER (1909) u. a. ausführlich angeben. Die Sekretmasse, die sich unter dem Stäbchensaum anhäuft, buchtet die Zelloberfläche mehr oder weniger stark aus und tritt dann durch den Stäbchensaum ins Lumen hindurch. Sie nimmt die Form einer grossen Blase an, welche sich mit einem zarten Häutchen umgibt (Abb. 1, 2). Häufig kommt es auch vor, das die einzelnen Sekretblasen nicht zu einer grossen Blase zusammenfliessen, sondern es treten mehrere kleine Blasen auf. Bald geben die Blasen zerplatzend ihren Inhalt an das Darminnere ab. In anderen Fällen treten die Blasen aus einem zungenförmigen Fortsatz der Zelloberfläche heraus. Diese Art Sekretionsvorgänge gibt es nur im vorderen und im mittleren Teil des Mitteldarms. Ziemlich anders verhalten sich die Zylinderzellen im hinteren Teil des Mitteldarms. Bei der Abscheidung der Sekretmasse füllen sie sich mit sehr vielen Vakuolen in der Zellfront. Diese Vakuolen werden zu grösseren Blasen vereinigt und, indem sie die ganze Zelloberfläche auseinanderdrängen, ins Darmlumen ausgestossen (Abb. 2). Die Sekreterscheinung ist immer um so viel lebhafter im hinteren Teil des Mitteldarms als im vorderen, dass die Risse in der Oberfläche der Sekretionszellen nicht wieder sofort geschlossen werden können. Deswegen ist die Anordnung des Stäbchensaums sehr unregelmässig (Abb. 2). Dabei werden die Sekretkugeln ins Lumen auch mit Häutchen umgeben, sie zeigen aber wenig granulären Charakter.

Es ist also anzunehmen, dass die Sekretion im normalen Zustand bei der Seidenraupe eine merocrine ist, wie sie von SHINODA (1926,

1927) bei einigen Lepidopteren festgestellt worden ist. Ich habe auch bei *Bombyx mori* beobachtet, dass die Abstossung einzelner Zellen ins Darmlumen, allerdings gelegentlich, stattfindet (VAN GEHUCHTEN 1890, DEEGENER 1908, BRAUN 1911).

Was die Frage der Morphogenie der Epithelzellen anbelangt, bin ich auf keine Übergangsfiguren zwischen Zylinderzellen und Becherzellen oder umgekehrt gestossen, die von VERSON (1897-1898, 1905), SHINODA (1926) und BUCHMANN (1928) beobachtet worden sind. Häufig werden jugendliche Becherzellen in den Epithelmutterzellen (d. h. Nidi) während und kurz nach der Häutung falsch für Übergangsstadien von Becherzellen zu Zylinderzellen gehalten. Die jugendlichen Becher- und Zylinderzellen sind noch schmal und haben kleine Kerne und kleine Safthöhlungen in ihrem distalen Teil, worauf ich später eingehen werde.

Die genannten Autoren haben vielleicht die betreffenden jungen Zellen kurz nach der Häutung der Raupen bei unkritischer Verwendung des Materials für die gesuchten Übergangsstadien gehalten.



Abb. 3. Längsschnitt durch die Cardiaregion. 34 Stunden vor der ersten Häutung.

Bz ;	Becherzelle ;	Pm	Peritrophische Membran ;
cs	„Cardiac swelling";	Ss	Stücke der Maulbeerblätter ;
Emz	Epithelmutterzellen ;	vc	Vulvula cardiaca ;
Md	Mitteldarm ;	Zz	Zylinderzelle.
Oes	Oesophagus ;		

Vergr. 70 : 1

Neuerdings ist ein Beweis von SAITO (1930) erbracht worden, dass die Zellen des Mitteldarmepithels dimorph sind, obwohl er eigentlich die Homomorphie-Ansicht von SHINODA teilt. Er beobachtete ungefähr 20 epitheliale Anschwellungen („Cardiac swelling" genannt) im Sphinkterabschnitt bei *Antheraea pernyi* (Lepidoptere). Er hat festgestellt, dass dieser Teil des Mitteldarmepithels nur aus den sezernierenden Zylinderzellen besteht. Weiter hat er auch einige solche epitheliale Anschwellungen bei *Bombyx mori* gesehen. Sie sind jedoch nicht so deutlich erkennbar wie bei Anth. pernyi. In den Längsschnitten durch den Darm von *Bombyx mori* fand ich, dass etwa zehn erste Zylinderzellen am vorderen Ende des Mitteldarms höher sind (Abb. 3). Vielleicht entsprechen sie dem „Cardiac swelling." Hier beobachten wir nie Becherzellen, wenn sie auch ihren Inhalt ins Darmlumen sezerniert haben.

Darum glaube ich, dass die Zellen des Mitteldarmepithels dimorph sind.

ÜBER DIE ENTSTEHUNG DER EPITHELZELLEN DES MITTELDARMS IM EMBRYO

VERSON (1905) untersuchte die Entstehung der Epithelzellen des Mitteldarms bei *Bombyx mori.* Er fand aber in diesem keine Becherzellen, sondern nur Zylinderzellen und Nidi. Dagegen hat TCHANG YUNG-TAI (1928a, 1929b) im Embryo von *Galleria mellonella* sowohl Zylinderzellen wie Becherzellen beobachtet. Nun wollen wir die Entstehungsweise der Epithelzellen des Mitteldarms bei *Bombyx mori* nochmal eingehend und genau verfolgen. Die Entstehung des Mitteldarmepithels geht von den entodermalen Zellen aus einige Tage vor dem Ausschlüpfen der Raupen. Am Vormittag 3 Tage vor dem Ausschlüpfen zeigt der Embryo noch keine Pigmente am Körper. Die Öffnung des Mitteldarms ist für den Dotter noch nicht zugeschlossen, wodurch noch ein Menge von Dottergranula und Dotterzellen ins Lumen des Mitteldarms hineindringt. In dem vorderen und hinteren Ende des Darmrohrs schliessen sich das Stomodaeum und das Proctodaeum, welche aus den ectodermalen Zellen schon früher als der Mitteldarm gebildet wurden. Stomodaeum und Proctodaeum nehmen die Gestalt von Flaschen an, die ihren Boden nach dem Mitteldarm richten. Der Boden ist durch ein sehr dünnes einschichtiges Epithel gebildet und sperrt den Verkehr zwischen dem Mittel- und Vorder- oder Hinterdarm ab. Dabei besteht die epitheliale Wand des Mittel-

darms aus unregelmässigen, auseinanderdrängten und noch homomorphen rundlichen Zellen (Tafel 2. Abb. 13). Diese Zellen haben verhältnissmässig grosse Kerne im Zentrum. Ihr Plasma ist homogen. An vielen Stellen findet man mitotische Figuren, deren Kernteilungsspindeln keine bestimmte Richtung haben. Im Stadium der Metaphase war eine Zählung der Chromosomen unmöglich. Allerdings scheinen die Mitteldarmepithelzellen in diesem Stadium sich im ganz embryonalen Zustand zu befinden. Sie weisen noch keine morphologische Differenzierung der Zellarten auf wie in der Larve, nämlich in Zylinderzellen und Becherzellen. Am Nachmittag dieses Tages bemerkt man schon schwarze Pigmente in den Ocelli und der Mandibel des Embryo, und die Einmündung des Darmrohrs wird geschlossen. Es scheint, dass die Dottergranula sich im Lumen aufzulösen beginnen, besonders in der Umgebung der Dotterkerne. Wesentliche Veränderungen sind mit den Epithelzellen des Mitteldarms sich gegangen. An der Epithelwand bemerkt man jetzt regelmässige, nebeneinander liegende, eine einfache Schicht bildende Zellen und es kommen die zweierlei Zellformen zum Vorschein (Tafel 2, Abb. 14). Die einen sind kubische und höhere Zellen und zeigen ovale, in der Mitte der Zellen liegende Kerne. Ihr Plasma ist nicht so färbbar. Im distalen Teil, mit dem das Dotter in Berührung kommt, zeigen sie sich ein bisschen acidophil. Nun scheinen sie den Dotter lebhaft zu absorbieren. Die anderen Zellen stellen sich aber keilförmig dar; sie sind hin und her zwischen den Zylinderzellen gelagert. Ihr Plasma wird mit dem Hämatoxylin stark gefärbt, wodurch wir sie von den Zylinderzellen sehr leicht unterscheiden können. In diesem Stadium ist weder der Stäbchensaum noch Sekretion sichtbar. An älteren Stadien, nämlich 2 Tage vor dem Schlüpfen, schreitet die Differenzierung der zwei deutlich unterscheidbaren Zelltypen weiter fort. Nun können wir sicher erkennen, dass die keilförmigen Zellen die Becherzellen sind. Die Spitze dieser Zellen wird allmählich immer dicker, und an dieser Stelle tritte ein mit Säure-Farbstoffen stark färbbarer Teil auf. In diesem Stadium verschwindet die dünne Membran, die den Boden der Röhren von Stomodaeum und Proctodaeum bildete, wodurch der Darmgang zu einer langen offenen Röhre wird. Gleichzeitig wird der Dotter, welcher ausserhalb des Raupenkörpers übriggeblieben ist, und die Serosa durch den Mund in den Darm so reichlich eingeführt, dass die Epithelzellen sich wegen des Nahrungszuflusses spannen und etwas niedriger werden.

Ein Tag vor dem Schlüpfen wird der Embryokörper infolge vieler

Pigmente sehr dunkel. Der Inhalt des Darms wird sehr spärlich. Nun beginnt der Stäbchensaum über den Zylinderzellen zu wachsen (Tafel 2, Abb. 15). Das Plasma der Zylinderzellen nimmt an granulären Bestandteilen zu. Häufig sind einige Vakuolen darin enthalten. Die Safthöhlung der Becherzellen vergrössert ihr Volumen nach unten zu. Infolgedessen wandert der Kern nach unten und wird in hohem Grade flachgedrückt. Wir können die hin und her verlaufenden Epithelmutterzellen in der basalen Membran sehen.

Vor dem Schlüpfen der Larve hat VERSON (1905) bei *Bombyx mori* und TCHANG YUNG-TAI (1929c) bei *Galleria mellonella* die Degeneration und die Erneuerung des Mitteldarmepithels beobachtet. Diese Tatsache konnte ich nicht feststellen, trotzdem viele Embryonen untersucht worden sind.

Früh am Morgen, kurz vor dem Schlüpfen der Larve aus dem Ei, kommt das Abstossen vieler Sekretblasen ins Darmlumen zum Vorschein. Die Blase ist basophil und voll von Granula innerhalb des Häutchhens. Wir haben jetzt typische sezernierende Zylinderzellen und die Becherzellen vor uns. Somit haben sich die zweierlei Arten von Zelltypen des Mitteldarmepithels beim Embryo unabhängig von einander entwickelt.

Wir können also auch auf Grund dieser Tatsachen sagen, dass die Zellen des Mitteldarms dimorph sind.

UEBER DIE ENTSTEHUNG DES MITTELDARMEPITHELS WÄHREND DER HÄUTUNG

Vorbereitungsstadium I (20-34 Stunden vor der Häutung).

In diesem Stadium ist das Darmlumen mit dem Futter (Maulbeerbaum) noch ganz gefüllt. Ueber die Zylinder- und Becherzellen ist im allgemeinen nichts neues zu sagen, nur dass die Sekretion nicht so lebhaft ist wie im normalen Zustande. In der oberen Zellhälfte treten jedoch mehr oder weniger unregelmässige Körnchen auf. Stäbchensaum und basale Körnerreihe sind überall gut erhalten. Wesentliche Veränderungen finden mit den Epithelmutterzellen statt. Im Anfang jeder Raupenperiode isolieren sich die Epithelmutterzellen als Inselgruppen oder Zweige, dann vermehren sich die Zellen durch rege Teilung während der betreffenden Periode. Gegen den Anfang der Häutung (während des Vorbereitungstadiums) verbinden sich die Inseln oder

Zweige miteinander und bilden ein Netzwerk. Abb. 4-7 zeigen tangentiale Schnitte aus dem Darmgang. Abb. 5 stammt von Raupen 34 Stunden vor der Häutung. Wie sie zeigt, sind die Gruppen der Epithelmutterzellen noch nicht vollkommen miteinander verbunden. Abb. 7 gehört aber zu einem weiteren Stadium, nämlich 28 Stunden vor der Häutung. Hier sind die Epithelmutterzellen-Gruppen ganz dicht verbunden und bilden ein vollkommenes Netzwerk. Im Längsschnitt sieht man die Zellen in den Gruppen zusammen; sie sitzen mit der breiten Basis der Basalmembran an. Ihre scharfen Spitzen dringen in die alten Epithelzellen bis zu etwa 1/3 ihrer Höhe hinein. Ihre Kerne sind kreisrund; sie betragen etwa 1/4 des Durchmessers der Zylinderzellenkerne, sind also bedeutend kleiner. Ihre Lage ist aber sehr verschieden, zum Teil zeigen sie einen Hof, zum Teil keinen. Häufig findet man hier Kernteilungsfiguren.

Vorbereitungsstadium II (20 Stunden vor bis zur Häutung).

Wenn die Raupe mit dem Beginn der Abscheidung einer neuen Cuticula in den eigentümlichen Ruhezustand eintritt, frisst sie nicht mehr, und der vordere Teil des Mitteldarms ist daher fast leer. Die peritrophische Membran ist einschichtig, aber sehr dick. Eine sehr lebhafte Sekretkugelabscheidung wird nur im hinteren Teil des Mitteldarms beobachtet, und da zeigen die Sekretblassen reichliches Vorhandensein feinster Körnchen. Im allgemeinen befinden die Zylinder-

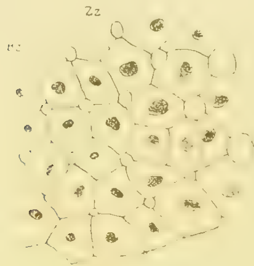


Abb. 4.



Abb. 5.

Abb. 4 und 5. Zwei tangentiale Schnitte aus dem Darmgang 34 Stunden vor der ersten Häutung. Sie zeigen die Verteilung der Zylinder- und Becherzellen.

Abb. 4 stellt einen Querschnitt durch die Zylinderzellen mit ihren Kernen und durch die oberen Teile der Becherzellen dar.

Abb. 5 stellt einen Schnitt dicht an der Basalmembran dar aus demselben Epithel.

Vergr. 980 : 1

Bezeichnung wie in Abb. 1.



Abb. 6.

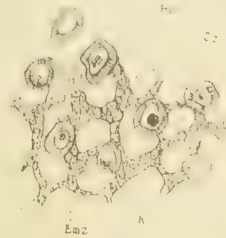


Abb. 7

Abb. 6. Wie Abb. 4, 28 Stunden vor der ersten Häutung.

Abb. 7. Wie Abb. 6, der Schnitt ist aber durch den basalen Membran dicht anliegenden Teil geführt.

Vergr. 280 : 1

Bezeichnungen wie in Abb. 1.

zellen sich im Zustand der Ruhe. In der Safthöhlung der Becherzellen treten die unregelmässigen, schwarz gefärbten Einschlüsse häufig auf. Die Kerne beiter Zellarten weisen nach Lage und Bau keine Veränderung auf. Die Epithelmutterzellen haben jetzt nahezu 1/2 2/3 Höhe des Epithels erreicht. Gegen das Ende dieses Stadiums wird eine Differenzierung in Zylinderzellen und Becherzellen in der Gruppe der jugendlichen Epithelmutterzellen sichtbar. Dabei bemerkt man im zugespitzten Teil der jugendlichen Zellen, die sich zu Becherzellen entwickeln, einen acidophil färbbaren Teil (Tafel 2, Abb. 16).

Häutungsstadium bis unmittelbar nach der Häutung.

Der Mitteldarm ist ganz leer. Die peritrophische Membran wird immer dicker und mehrschichtig. Sekretblasen sind nur noch hier und da im vorderen und im hinteren Abschnitt des Mitteldarms beobachtet worden In diesem Stadium nimmt die Grösse der Zylinderzellen infolge plötzlichen Wachstums zu, wodurch ihre Zellfront stark nach aussen ausgebuchtet wird (Tabel 2, Abb. 17). Daneben vollzieht sich ein starkes Wachstum des Darmgangs durch das Hinzufügen jugendlicher Zellen. Die Becherzellen zeigen noch kein abweichendes Verhalten von demjenigen des letzten Stadiums. Die beiderlei jugendlichen Zellen haben fast alle die Höhe des Epithels erreicht und ihre Differenzierung geht weiter vor sich. In der jugendlichen Becherzelle kommt es nun zur Ausbildung einer so deutlichen Safthöhlung, dass wir jetzt die typische Becherzelle vor uns haben (Tafel 2, Abb. 17). Es ist

noch sehr leicht, die jugendlichen Zellen von den alten zu unterscheiden, denn die jugendlichen Zellen sind noch kleiner als die alten (Abb. 8).

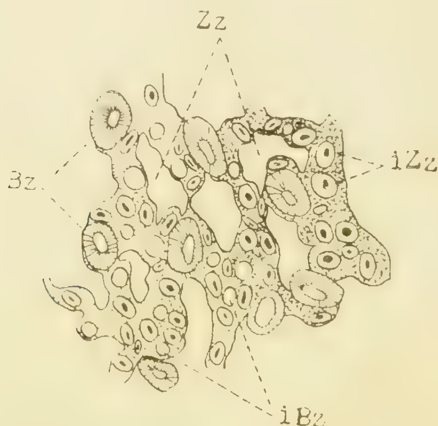


Abb. 8 Wie Abb. 5, 7; 4 Stunden nach der ersten Häutung. Hier kann man die differenzierten jungen Zylinder- und Becherzellen beobachten.

Vergr. 650 : 1

Bz Becherzelle;	iZz junge Zylinderzellen;
iBz junge Becherzellen;	Zz Zylinderzellen.

Während der Häutung werden die aus dem Epithel ausgestossenen Zellen in grösserer Zahl als im normalen Zustand beobachtet. Ich habe dabei eine totale Epithelausstossung nicht feststellen können, die VERSON (1897) und TCHANG YUNG-TAI (1928, 1929), jener an *Bombyx mori*, dieser an *Achroea grisella* und *Galleria mellonella* konstatiert haben. Es scheint mir auch bei *Bombyx mori* nicht sehr wahrscheinlich zu sein, dass die Epithelerneuerung kontinuierlich ist, wie SHINODA (1926) und BUCHMANN (1928) angeben.

Es entsteht also die neue Epithelwand des Mitteldarms in jedem Wachstumsstadium aus den periodisch hinzugefügten jugendlichen Zellgruppen, die sich aus Epithelmutterzellen entwickeln, wie HENSON (1929) festgestellt hat, zwischen den alten Epithelzellen. Dabai ist es bemerkenswert, dass die Zylinderzellen und die Becherzellen unabhängig voneinander aus den Epithelmutterzellen gebildet werden.

Es genugt dieser Hinweis, meiner Ansicht nach, um die Vermut-

ung auszusprechen, dass das Mitteldarmepithel bei der Seidenraupe und damit überhaupt bei den Lepidopteren-Larven ein dimorphes ist.

DAS MITTELDARMEPITHEL DER SEIDENRAUPEN WÄHREND DES HUNGERNS

Nach 48-stündigem Hunger hat der Mitteldarm nur ein wenig Speise im Lumen, die von einer dicken mehrschichtigen peritrophischen Membran umgehüllt worden ist.

Die Sekretion findet sehr lebhaft statt, besonders im vorderen und im hinteren Teil des Mitteldarms. Diese Erscheinung stimmt mit der Beschreibung von JORDAN (1912) überein. Die Sekretblasenbildung der Zylinderzellen zeigt keine Abweichung vom normalen Verhalten. Es ist aber sehr merkwürdig, dass der acidophile Saft in der Höhlung der Becherzelle nun zu verschwinden beginnt, trotzdem wir den Austritt eines sekretähnlichen Saftes aus dieser Höhlung ins Darmlumen hinein nicht beobachten konnten. Was die physiologische Bedeutung der Becherzelle anbelangt, sind noch weitere eingehende Untersuchungen erforderlich.

Nach 72-stündigem Hunger beginnt das Plasma in der Zylinderzelle in ihrer unteren Hälfte etwas acidophil zu werden und ist bei der Becherzelle um so viel spärlicher geworden, dann der Kern zwischen der Safthöhlung und der Basalmembran eng eingeklemmt erscheint.

Nach 96-stündigem Hunger zeigt das sehr dünne Darmepithel die mageren Zylinderzellen. Der Kern der Zylinderzellen färbt sich mit Hämatoxylin ganz schwarz, weist aber in Bez. auf die Lage keine Veränderung auf (Abb. 9).

Ihr Plasma ist jetzt fast acidophil, und die im Plasma verlaufenden granulären Stränge sind unregelmässig. Die Becherzellen sind gross wie sonst; ihr Safthohlraum hat seinen Inhalt ganz entleert. Der Stäbchensaum ist überall deformiert. Die Sekretabstossung kann man nur im hinteren Teil des Darmepithels beobachten.

Die Epithelmutterzellen sind empfindlicher als andere Elemente für die Hungerbeschädigung; sie unterbrechen schon nach 48-stündigem Hunger ihr Wachstum und ihre Kerne ziehen sich zu einer schwarz gefärbten degenerierenden Chromatinmasse zusammen. Nach 144-stündigem Hunger sind alle Epithelzellen ganz acidophil mit Ausnahme der Kerne, und die degenerierten und abgestossenen Zellen fliessen überall in das Lumen hinein.

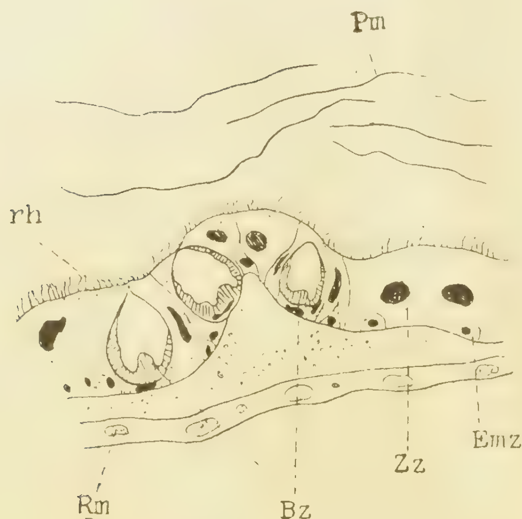


Abb. 9. Epithelzellen nach 96 stündigem Hunger. 3 Tage alte Larve im dritten Wachstumsstadium.
Vergr. 560 : 1
Bezeichnungen wie in Abb. 1 und 3.

Bei dem Degenerieren der Epithelzellen während des Hungers konnten wir nie Uebergänge von Zylinderzellen zu Becherzellen beobachten.

VERTEILUNG DER BECHERZELLEN UND DER ZYLINDERZELLEN IM MITTELDARMEPITHEL

Bei den tangentialen Schnitten durch den Mitteldarm sehen wir die Verteilung der Zylinder- und der Becherzellen im Darmepithel. Im Embryo verteilen sie sich vor dem Schlupfen so, dass eine Becherzelle von etwa 4-6 Zylinderzellen umgeben, ist wie Abb. 10, 11 zeigen.

In derselben Weise gestaltet sich die Verteilung der Epithelzellen nicht nur im normalen Zustand der Wachstumsstadien der Raupen sondern auch während und kurz vor oder nach der Hautung, oder auch nach langem Hunger (Abb, 4-8, 12).

Aus dem Vorhergehenden können wir schliessen, dass die Verteilung der Zylinder- und der Becherzellen keine Beziehung zur Sekretionserscheinung hat. Es erweist sich also, dass die Zellen des Mitteldarmepithels bei der Seidenraupe dimorph sind.

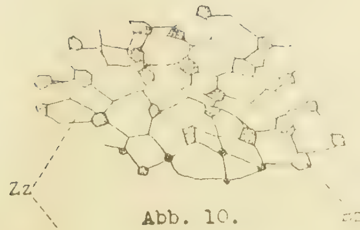




Abb. 11.

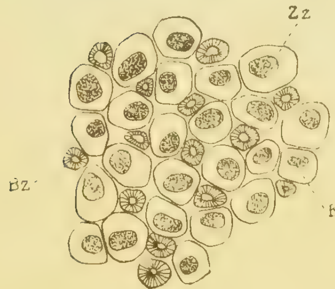


Abb. 12.

Abb. 10. Verteilung der Zylinder- und der Becherzellen im Mitteldarmepithel des Embryos 3 Tage vor dem Ausschlüpfen.

Abb. 11. Wie Abb. 10, 2 Tage vor dem Schlüpfen.

Abb. 12. Wie Abb. 10 u. 11. Aus einer eben herausgeschlüpften Raupe.

Vergr. 956 : 1

Bezeichnungen wie in Abb. 1.

ZUSAMMENFASSUNG

1) Es ist anzunehmen, dass die Sekretion des Mitteldarmepithels bei der Seidenraupe eine merocrine ist, wie sie von SHINODA (1926) bei einigen Lepidopteren festgestellt wurde.

2) Die Epithelerneuerung und das Epithelwachstum beruhen auf periodischen Hinzufügen von jugendlichen Zellen, die sich aus den Epithelmutterzellen entwickeln, zwischen den schon vorhandenen Epithelzellen, und daneben auf dem Wachstum jeder Zelle während der Raupenstadien. Dabei habe ich eine totale Epithelausstossung nicht feststellen können, die VERSON (1898) und TCHANG YUNG-TAI (1928, 1629) konstatiert haben.

3) Was die Frage der Morphogenie der Epithelzellen anbelangt, glaube ich auf Grund folgender Tatsachen, dass die Epithelzellen bei der Seidenraupe dimorph sind :

a) Im normalen Zustand bin ich keinen Figuren von Uebergängen von Zylinder- zu Becherzellen begegnet, welche von VERSON (1905) für *Bombyx mori*, von SHINODA (1929) für *Caligura japonica* und einige Lepidopteren-Raupen und von BUCHMANN (1928) für die *Pyrausta*-Raupen angegeben werden.

b) Am vorderen Ende wird das Mitteldarmepithel nur aus hohen Zylinderzellen gebildet und hier haben wir nie Becherzellen in Sekretionstätigkeit oder Ruhezustand beobachten können.

c) 3 Tage vor dem Schlüpfen des Embryos aus dem Ei finden wir schon die Differenzierung seiner Mitteldarmepithelzellen und zwar in Zylinderzellen und in Becherzellen, trotzdem sie noch keine Sekretionstätigkeit ausüben.

d) Während der Häutung konnten wir beobachten, dass die Zylinderzellen und die Becherzellen unabhängig voneinander, jeder Typus für sich, aus den Epithelmutterzellen entstehen.

e) Bei dem Degenerieren der Zylinderzellen nach langem Hunger gehen diese nicht in Becherzellen über.

f) Die Verteilung der Zylinder- und der Becherzellen im Mitteldarmepithel bleibt fast unverändert sowohl beim Embryo wie in allen Wachstumsstadien der Raupen und auch im Hungerzustand.

LITERATUR

1 BRAUN, M. (1912), Das Mitteldarmepithel der Insektenlarven während der Häutung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 103, Ht. 1.

2. BUCHMANN, W. W. (1928), Zur Ernährungsphysiologie normaler und hungernder *Pyrausta*-Raupen. Zool. Anz., Bd. 7, Ht. 7/8.

3. DEEGENER, P. (1900), Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. 1. *Deilephila euphorbiae*. L. Arch. f. Naturg., Jahrg. 75.

4. —— (1913), Der Darmtraktus und seine Anhänge. Handbuch der Entomologie, CHR. SCHRÖDER, Jena.

5. FOA, A. (1918), L'epithelio dell' Intestino medio nel baco da seta sano e in quello malato di flaccidezza. Rend. d. Instituto Bac. d. R. Sc. super. di Agric. in Portici. Vol. 3.

6. FRENZEL, J. (1885), Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. mikr. Anat., Bd. 26.

7. HASEMANN, L. (1910), The structure and metamorphosis of the alimentary canal of the larva of *Psychoda alternata*. Ann. Entom. Soc. Amer. 3.

8. HENSCHEN, F. (1904), Zur Kenntnis der blasenförmigen Sekretion. Anat. Hefte 26.

9. HENSON, H. (1929), On the development of the mid gut in the larval stage of *Vanessa urticae*. Q.J.M.S. Vol. 73, No. 289.

10. JORDAN, H. (1913), Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. 1 Bd. Ernährung.

11. — - und STEUDEL, A. (1911), Ueber die sekretive und absortive Funktion der Darmzellen bei Wirbellosen insbesondere bei Insekten. Verhandl. deutsch. Zool. Ges.

12. NEWCOMER, E. J. (1914), Some notes on the digestion and the cell structure of the digestive epithelium in insects. Ann. Entom. Soc. Amer. 7.

13. SAITO, S. (1930), A report on the cardiac swelling of the midintestine of the Tusserworm (*Antheraea pernyi* GUER.). Transact. Sapporo Nat. Hist. Soc., Vol. 11. Pt. 2.

14. SHINODA, O. (1926), Contributions to the knowledge of the intestinal secretion of insects. I. Mid-intestinal secretion of Lepidoptera with an appendix; Behavior of mitochondria in the mid intestinal epithelium of the silk-worm, *Bombyx mori*, L. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., Ser. B, Vol. 2, No. 2.

15. —— (1927), Contributions to the Knowledge of intestinal secretion in insects. II. A comparative histo-cytology of the mid intestine in various orders of insects. Zellf. u. mikr. Anat., Bd. 5, Ht. 3.

16. TCHANG YUNG-TAI (1928 a), Sur l'origine, le développment et la structure des cellules caliciformes dans l'intestin moyen des chenilles de Lépidoptères. Bull. Soc. Zool. de France, t. 103.

17. — (1928 b), Les rénovations successives (partielles ou totales) de l'épithélium de l'intestin moyen chez les chenilles de *Galleria mellonella*. C. R. Soc. Biol., t. 98.

18. —— (1928 c), La structure du tube digestif et les rénovations successives de l'épithélium de l'intestin moyen chez les chenilles d'*Achroia* (ou *Achroea*) *grisella* F. Ibid.

19. —— (1929 a), La structure et les rénovations successives de l'épithélium du mésentéron chez l'embryon du Lépidoptere: *Galleria mellonella*. C. R. Soc. Biol, t. 100.

20. (1929 b), Recherches sur l'histogenèse et l'histophysiologie de l'intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria mellonella* L.). Suppl. Bull. Biol. de France et de Belgique 12.

21. VAN GEHUCHTEN (1890), Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la *Ptychoptera contaminata*. Cellule, t. 6.

22. VERSON, E. (1897-1898), Zur Entwicklung des Verdauungskanals beim Seidenspinner. I. & II. Zool. Anz., Bd. 20-21.

23. —— (1905), Zur Entwicklung des Darmkanals *Bombyx mori*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 82.

TAFELERKLÄRUNG

Alle Abbildungen auf Tafel I sind nach Schnittpräparaten von in CARNOYS Chloroform-Eisessig-Alkohol fixiertem und mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und Eosin doppelgefärbtem Darmepithel angefertigt.

Abb. 13-15 wurden mit ZEISS Oel Immers. 1/12 und ZEISS Kompens. okular 8 und Abb. 16-17 mit Objectträger D und ZEISS Komps. okular 8 unter Benützung des Abbeschen Zeichenapparates bei Objekttischhöhe gezeichnet. Bei der Reproduktion wurden sie 3/4 verkleinert, sodass sich eine Vergrössung von etwa 750 in Abb. 13-15 und 300 in Abb. 16-17 ergibt.

Abb. 13-15. Längsschnitt durch den Mitteldarm von drei Embryonen im ansteigenden Alter,

Abb. 13. Aus einem Embryo in Morgenfrühe drei Tage vor dem Ausschlüpfen.

Abb. 14. Aus einem Embryo nachmittag drei Tage vor dem Ausschlüpfen.

Abb. 15. Aus einem Embryo einen Tag vor dem Ausschlüpfen.

Abb. 16-17. Mitteldarmepithel während der Häutung.

Abb. 16. Drei Stunden vor der ersten Häutung.

Abb. 17. Zwei Stunden nach der ersten Häutung.

Bz	Becherzelle ;	Lm	Längsmuskeln ;
D	Dottergranula ;	Pm	Peritrophische Membran ;
Emz	Epithelmutterzellen ;	Rm	Ringmuskeln ;
jBz	junge Becherzelle ;	Sh	Safthöhlung ;
jZz	junge Zylinderzelle ;	Tr	Trachea ;
Zz	Zylinderzelle.		

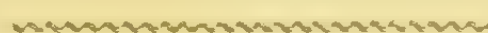


Abb. 13.

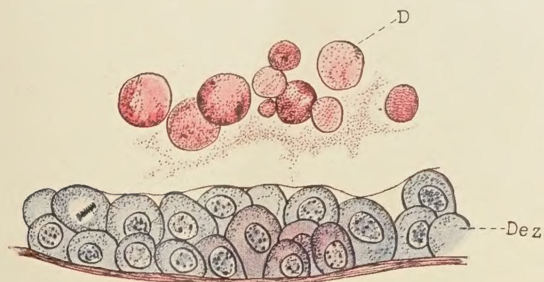


Abb. 16.

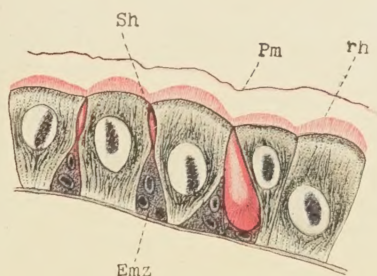


Abb. 14.

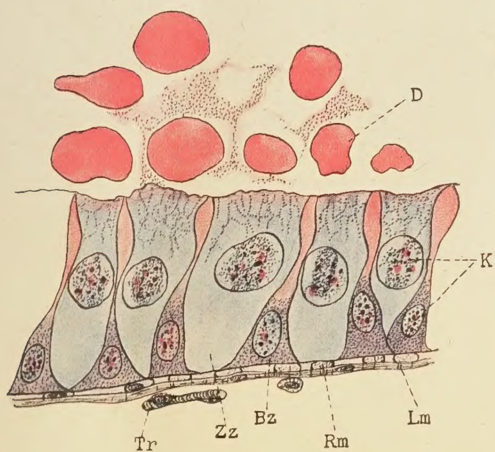


Abb. 17.

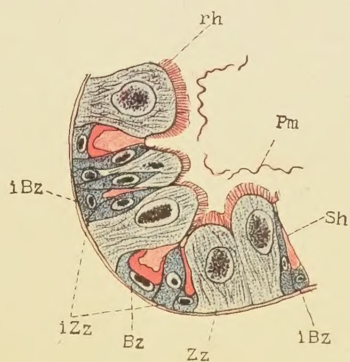
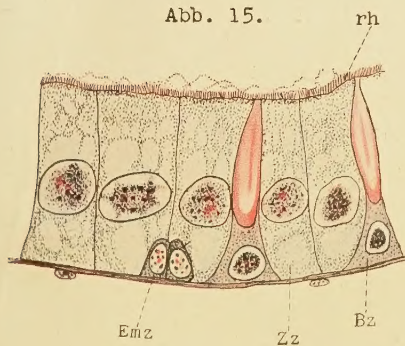


Abb. 15.



昭和六年五月二十五日印刷
昭和六年六月一日發行

編集兼發行者　九州帝國大學

九州帝國大學內
印刷者　田中信吾

印刷所　九州帝國大學印刷所

東京市麹町區元園町一丁目七番地
發賣所　養賢堂

Agent for the Sale of this Journal :

YOKENDO

Motozonocho, Kojimachiku,
TOKYO.

All correspondences regarding this Journal should be addressed to the Editor of the Journal.